種の多様性と個体数の分布 : 成長する系の一般的Size分布 (Mathematical Topics in Biology)

寺本, 英; 重定, 南奈子; 川崎, 広吉

数理解析研究所講究録
457巻 1982年 168-181

種の多様性と個体数の分布
―― 成長する系の一般的size分布 ――

京大　理学部　寺本　英
重定　南奈子
川崎　広吉

多彩に色どられた秋山の見事な景観，珊瑚礁の海に群れ遊ぶ熱帯魚の数々，自然の豊かさは多様な種類の生物によってつくり出されている。こうした生物景観を織りなしている生物群集の特性を探り出してみたいという欲望は多くの生態学者の課題であった。いろいろな生物の種にわたって個体数がどのような分布をもっているのか，すなわち群集の組成に，それがどんな種類の生物からなっているかに関係なく，なにか一般的な特性が見出されないか，という問題である。

この課題は一般につぎのような手法で研究されてきた。いま，ある地域に生息するいろいろな種の生物の個体数を調査したとする。個体数yが最も大きい種から順番に順位番号xをつける。x番目の順位の種がもつ個体数$y=F(x)$はもちろんxの減少関数である。問題は，この関数が生物群集に特徴的な性質をあらわさないかということである。順位xを

rank，個体数 y をその種の size と考えてこの関係を

$$\text{rank-size relation} \quad : \quad y = F(x)$$

とよんでいる。

この問題は異った見方をすることもできる。個体数(size) y をもった種の数を $Nf(y)$ とすると，$f(y)$ は個体数についての分布関数である（N は総種数）。

$$\text{size distribution} \quad : \quad f(y)$$

rank x と $f(y)$ との関係は，これらを連続変数とみて

$$x = N\int_{y}^{\infty} f(y')dy' \qquad (1)$$

で与えられる。こうした size distribution とか rank-size relation が問題になるのは生物の種 ― 個体数に限らず，いろいろな現象に関して考えられることであるが，われわれの研究と関連のありそうないくつかの課題をまず紹介しておこう。

§1. Zipf の法則

1913年に Auerbach がドイツの都市について人口の大きいものから順位をつけて並べてみると，順位 x と人口 y が47都市について $x^q y =$ 一定（$q \doteqdot 1$）の関係を満たしていることを示した。この関係はアメリカや日本の都市につい

ても成立しているし，湖の面積，英語の単語の出現頻度，地震の震度などについても同様な関係があることがわかっている。このように多くの自然現象について *rank* と *size* が双曲線的の関係を示すことにはじめて注目したのは Zipf (1949) で，一般に Zipf の法則と呼ばれている。すなわち

$$\text{rank } x \times \text{size } y = \text{const} \qquad (2)$$

あるいは，両方の対数をとったとき，傾斜が45°の直線関係になるのを Zipf の法則とよんでいる。分布関数でいえば

$$f(y) = c/y^2 \qquad (3)$$

で与えられるということである。

何故に多くの現象についてこうした分布が見られるか，という疑問に答えるのは興味あることである。Zipf は単語の使用頻度を例に考えて「最少努力の原理 (Principle of least effort)」によるのだという主張をしている。話をする人にとっては多義の短い単語が多い方が経済的だが，聞き手にとっては多少長くても単一の意味をもった単語を使われる方が聞きとる労力が少なくてもすむので，そのバランスが Zipf の法則を生み出すと考えるのである。単語の出現頻度についてはこの Zipf の最少努力の原理に情報理論の立場からの考察を加えて，Mandelbrot (1953) が1つの解析を試みている。彼は，1語あたりの平均情報量を一定にするという付加条件の

もとで労力を最小にするような単語の使用頻度分布として，

$$y = A(x+m)^{-q}$$

という結果を得ている。xは単語の rank であり，yはその使用度数，A，m，qは定数であり，$m=0$，$q=1$であればこれは Zipf の法則に一致する。また，H. Simon (1955) は，考えている対象がそれぞれの size に比例した成長を行ない，また新しい対象がある確率法則にしたがって付け加わるという確率過程を解析している。たとえば，ある文章が作られていくときに，つぎに付け加わる単語は，それまでの文章の中での出現頻度に比例してあらわれ，新しい単語の出現はそれまでの文章の大きさに逆比例するかあるいは一定の確率で付加されるとした場合，どのような単語の使用頻度分布が期待されるか，という問題を調べて，次節で述べる Yule 分布に近い分布を導いたが，これは Zipf の法則に近い分布特性をもっている。

また Lotka は彼の著書 Elements of Physical Biology (1924) の中で，Auerbach の都市人口の分布や，Willis (1922) の生物種の数の分布を例にとりあげて，こうした一般的な分布の特性が Le Chatelier の原理によって説明できる可能性があるのではないかという提言をしている。いずれにせよ，正規分布が対象の如何に関係なく一般的に多くの現象について期

待される分布であるように，Zipf の法則がじっさいに広い範囲で成立つものであるならば，その根底にある要因を明らかにするのは興味のある問題である。

§2. Yuleの進化の数学的理論

1922年にJ.C. Willisが生物のいくつかの科（family）について，いろいろな属（genus）に属する種（species）の数がどれだけ見出されるかという分布の統計的な調査をもとにして，進化の過程の議論を展開している（Age and Area ; Cambridge Univ. Press 1922）。このデータにもとづいてG.U. Yuleはその理論を種の分化を確率過程として解析し，Mathematical Theory of Evolution と題する大部の論文を発表した。その概要を紹介しておこう。

まず数学的取扱いにのせるために，つぎの2つの仮定をおく。

I）1つの属の中で突然変異が起って新しい種が分化して生じてくる種生成（以下s-mutationとよぶ）の確率が（個体数に全く関係なく）一定だとする。

II）突然変異によって新しい属が分化生成（以下g-mutation）する確率が（属の種数に関係なく）一定とする。

いま，N_0個の属がそれぞれ1種からなる状態から出発した

とし，時刻 t で n 個の種をもった属の数を $N_0 f(n,t)$ とおけば

$$\dot{f}(n,t) = -snf(n,t) + s(n-1)f(n-1,t) \qquad (4)$$

が得られる。ここで s は s-mutation の生成確率速度である。この解は

$$f(n,t) = e^{-st}(1-e^{-st})^{n-1} \qquad n \geqq 1 \qquad (5)$$

で与えられる。種数の平均値 $\langle n \rangle$ は当然予期されるように

$$\langle n \rangle = e^{st} \qquad (6)$$

となりマルサス的増加をする。

同様にして g-mutation によって属の数が増加していくが時刻 t での属の平均数は $N_0 e^{gt}$ で与えられる。g は g-mutation の確率速度である。従って時刻 t に生成される属の数は $N_0 g e^{gt}dt$ であるから，時刻 T で age x となる属の数は $gN_0 e^{g(T-x)}dx$ で与えられる。したがって age が x の属の割合は $ge^{-gx}dx$ となる。時間 T を十分大きくとれば生成した属の数が初期の属の数 N_0 にくらべて圧倒的に大きくなるから生成した属についての種数の分布のみを考えればよい。age が x で種数が 1 の属の割合は $ge^{-gx}dx \cdot f(1,x)$ であるから，

$$f(1) = g\int_0^\infty e^{-(g+s)x}dx = (1+\rho)^{-1} \qquad \rho = s/g > 1 \qquad (7)$$

が種数が 1 である属の割合を与えることになる。同様に種数 2 である属の割合は

$$f(2) = g\int_0^\infty e^{-gx} f(2,x)dx = \rho(1+\rho)^{-1}(1+2\rho)^{-1} \qquad (8)$$

一般に種数nの属の割合は

$$f(n)=\frac{1}{1+\rho}\frac{\rho}{1+2\rho}\frac{2\rho}{1+3\rho}\cdots\frac{(n-1)\rho}{1+n\rho} \qquad (9)$$

となることが示される。これは$\alpha=\beta=x=1$，$\gamma=2+\rho^{-1}$の超幾何級数分布になっている。分布(9)はnが大きいとき

$$f(n)\fallingdotseq\frac{\Gamma(1+\rho^{-1})}{\rho}n^{-(1+\rho^{-1})} \qquad (10)$$

で近似される。種数を属のもつsizeと考えて，Zipfの法則のsize distribution (3)と比較すると

$$f(y)=c/y^{1+\rho^{-1}} \qquad (11)$$

となり，$\rho>1$であるから$1<1+\rho^{-1}<2$という関係が得られることがわかる。

Yuleはこの分布がWillisのデータと見事に一致することを示している。さらに有限時間での分布を求め，じっさいのデータと比較してその進化時間の推定の議論を行なっているが，ここで展開された理論で用いられた仮定が簡略化されすぎているので生物学的な推論の妥当性については疑問がある。

§3. Motomura(元村)の等比級数則

前節ではいろいろな属について種の数の分布を問題にしたが，もう一段下ってつぎに，いろいろな種についての個体数の分布を考えてみる。これに関してはCorbetの調和級数則(1942)，Fisher, Corbet and Williamsの対数級数則(1943)，

Preston の lognormal 則（1948）などの分布則がつぎつぎと提出され，いろいろな実測データと比較してそれらの優劣が盛んに議論されてきた。しかし，これらに先がけてわが国で1932年に見事な研究が元村によって報告されている。いわゆる等比級数則の発見である。さらに，得られた実測データにどのような分布則がもっともうまく適合するか，という点に重点をおいた議論が多く，そうした分布がなぜ実現しているのかという要因に関する研究はほとんどなされてこなかったが，元村の等比級数則に対しては1943年に内田がその理論的解釈を与えている。要因に関する考察では，その他では，MacArthur の Broken Stick Model（1957）がある程度である。

元村は，昭和7年の動物学雑誌44巻に，"群聚の統計的取扱に就いで"という表題の論文を発表している。内容は簡にして明である。宮地によって青木湖，中禅寺湖，湯の湖および西の湖のそれぞれで調査された湖底生物の種と個体数についてのデータ，Ökland によって調べられた陸棲の貝類についての種と個体数のデータを用いて，それぞれで個体数の多いものから順番に種の rank づけをして（x），個体数（y）との関係を調べてみると，すべての場合に

$$\log y + ax = b \quad \text{or} \quad y = Ae^{-ax} \qquad (12)$$

なる関係が非常によく成立しているという結論を出した。これが元村の等比級数則である。個体数 y を種の size として，x，y を連続変数とみなして size distribution を求めると，

$$f(y) = c/y$$

となるが，これは Corbet の主張した調和級数則にほかならない。これを Zipf の分布 (3) および Yule 分布 (11) と比較してみると興味があるだろう。この等比級数則はその後いろいろな実測データによって検定され適応範囲の広いことが確かめられている。

(12) で与えられるように種の個体数が rank とともに等比数列をなして減少するような分布が出現する理論的解釈として内田は次のような競争原理のモデルを提出した。いま面積 A が種に関係なく 1 個体当りの占有面積 a で満たされるとすると，全体で $A/a = N$ の生息場所が存在していることになる。一方強弱の順位のついた多数の種が n 個体 ($n \ll N$) づつランダムにこの生息地に侵入してきたとする。N 個のそれぞれの生息場所で種間の競争が起り，その場所に侵入してきた個体の中でもっとも強い 1 個体がその場を占拠すると考える。そうすると，全体の中で最強な種に属する n 個体はすべて生息場所を獲得することになり全域の $r = n/N$ の領域を占めることになる。2 番目に強い種は最強の種の個体が侵入しなか

った生息場所に入ったものだけが生息地の獲得に成功することになるから，2番目の種で占められる領域の割合は$(1-r)\times r$となる，同様にして3番目の種の個体によって占められる割合は$(1-r)^2r$，一般にn番目の種によって占められる割合は$(1-r)^{n-1}r$となり，その結果として個体数がrankに対して等比数列を与えることになる，というのが内田の理論的解釈である。

種に対する個体数分布を理論的に導出する試みとしては，このほかにMacArthur (1957) の Broken-Stick Model と Cohen (1966) の Shared Subniches Model がある。S個の種がニッチがたがいに重なり合わないように，地域をランダムに分かち合うとし，その面積に比例した個体数が生息していると考える。MacArthur はこのランダムな分割を1本の棒をランダムにS個の切片に分割したときの切片の長さの分布を求めるという手法で推定しようとした。その結果は個体数の少ない方から種に番号をつけたとき，j番目の種の個体数の期待値が

$$E\left(\frac{N_j}{N}\right)=\frac{1}{S}\sum_{i=1}^{j}\frac{1}{S+1-i} \tag{13}$$

となることを示している。Cohen も種の侵入によるニッチの分割を議論して (13) と同じ結果を得ている。

以上述べてきたように種についての個体数分布について，

今までいろいろな分布則が提出され，種々の観測データと照し合わせて妥当性の優劣が議論されてきているが，個体数の実測からの推定という困難な問題と，データのばらつきを考えるとき分布則の優劣の判定は容易ではない。じっさい，これらの分布則は詳細な点は別にして定性的にはよく似た分布型を示すからである。われわれの興味はどの分布則が妥当であるかという議論ではなくて，種の生物学的特性と種間の相互作用などを考慮して，この多種からなる生物集団の系を理論的に解析したときに，どのような分布が得られるかという理論的課題であって，統計的処理の問題ではない。

また，こうした理論的研究の重要性は May が指摘しているように生態系の遷移とか進化に関係した重要な課題に関係しているということである。どんな生態系を考えてみても，ある1つの生物群集の構造には，平衡種数があって個体数の分布パターンは平均的には安定しており，一般に群集構成のパターンは予測可能であるということである。それがじっさいどのような種で構成されているかということは，すなわち生態的役割を演じる種が何であるかは歴史的偶然性によるけれども，群集構成のパターンは一般的な特性を有していて予測可能であるということが，いくつかの実例によって推測されているのである。

§4　多種系のダイナミカル・システムとしての考察

生態系を構成している生物群集は全体としてみれば食物連鎖でつながった食物連鎖網の構造をもっている。この全体を構成している生物種のすべてについて種——個体数の分布パターンを考察することも大いに興味のある問題であるが，ここでは少し限定を加えた系に着目する。すなわち，同一の栄養段階に属し，しかも共通の資源に支えられ類似した生活形をもった生物種からなる系を考える。たとえば，ある地域に見られるあらゆる種の植物，海辺の砂浜に生息するいろいろな種のカニ，ある樹下の堆土の中に見出される多数の種のダニ，ある森の中で生息するカミキリムシなどがその例である。現存している生物群集の構成パターンはその生態系の遷移の過程で，侵入してきた新種が既存の生物集団との競争関係によって，定着に成功したり，排除されたり，既存の種との入れ替りが起ったりしながら達成されてきたもので，その個体数の分布も種内および種間の相互作用のもとで定常性をもった状態として規定されるものであると考えられる。

そこで，われわれはこの遷移の過程をも考慮に入れて，ランダムな新種の侵入によって，多種系の個体数の変動がいかなる振舞いを示し，その結果として実現される個体数分布の特性を示すかを，ダイナミカル・システムのモデルを用いて

解析した。詳細については次に続く報告で述べることにする。

文　献

Auerbach, F.: Das Gesetz der Bevölkerungskonzentration. Petermanns Mitteilungen 59 (1913) 74

Cohen, J. E.: Alternate Derivations of a Species-Abundance Relation. Amer. Natur. 102 (1968) 165

Corbet, A. S.: The Distribution of Butterflies in the Malay Penisula. Proc. Roy. Ent. Soc. London (A) 16 (1942) 101

Fisher, R. A., A. S. Corbet and C. B. Williams: The Relation between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. J. Anim. Ecol. 12 (1943) 42

Lotka, A. J.: Elements of Physical Biology (Williams and Wilkins Co. 1925)

MacArthur, R. H.: On the Relative Abundance of Bird Species. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 43 (1957) 293

Mandelbrot, B.: An Informational Theory of the Statistical Structure of Language. Communication Theory (edited by Willis Jackson, Academic Press 1953) 486

May, R. M.: 生態的システムの進化（サイエンス 11，日本経済新聞社 1978）巌俊一訳

Miyadi, D.: Studies on the Bottom Fauna of Japanese Lakes. I and II Japanese Jour. Zool. III (1931)

元村勲：郡聚の統計的取扱に就いて 動物学雑誌 44（昭7）379

Okland, F.: Quantitative Untersuchungen der Landschneckerfauna Norvegens I, Aeitschr. f. Morphol. u. Okolog. 16 (1930)748

Pielou, E. C.: An Introduction to Mathematical Ecology (Wiley-Interscience 1969)

Rapoport, A.: Rank-Size Relations. International Encyclopedia of Statistics (edited by W. H. Kruskal and J. M. Tanur, Macmillan Publishing Co.)

Simon, H. A.: On a Class of Skew Distribution Functions. Biometrika 42 (1955) 426

篠崎吉郎：等比級数則に関する諸問題. 生理生態 6 (1955) 127

内田俊郎：元村博士の「動物群聚の等比級数の法則」についての考察. 生態学研究 9 (1943) 173

Willis, J. C.: Age and Area (Cambridge University Press 1922)

Yule, G. U.: A Mathematical Theory of Evolution. based on the Conclusions of Dr. J. C. Willis. Phil. Trans. Roy. Soc. 213 B (1924) 21

Zipf, G. K.: Human Behavior and the Principle of Least Effort. An Introduction to Human Ecology (Reading, Mass. Addison-Wesley 1949)

: Selected Studies of the Principle of Relative Frequency in Language. (Harvard University Press 1932)

: The Psycho-biology of Language: An Introduction to Dynamic Philology.(M. I. T. Press 1935)